Groei en ouderdom bij Viviparus contectus (Millet, 1813) en Viviparus viviparus (Linné, 1758)

door

S. VAN DER SPOEL

V. contectus is gekenmerkt door: de spitse apex, van boven toegespitste mondopening, de convexe windingen en de duidelijk zichtbare umbilicus. *V. viviparus* is in de hier gebruikte nomenclatuur de tweede Nederlandse soort, die bovengenoemde kenmerken mist of minder duidelijk heeft.

Het onderzoek werd uitsluitend verricht aan exemplaren uit Nederland afkomstig. De belangrijkste monsters (vele tientallen exemplaren) kwamen voor *V. contectus* uit: Dode Maas bij Empel, 18-3-1916; Kortenhoef, juni 1885; Leiden, 1920; 's-Gravenhage, 1910; Vreeland, 13-5-1917. Voor *V. viviparus* uit: Dode Maas, 29-9-1926; Zwarte Water, 15-8-1944; Nieuwe Maas bij R'dam, ?; Leiderdorp, de Does, 14-7-1950; Barneveldse Beek, 8-4-1922.

Als maatstaf voor de groei werden de hoogte en de breedte van de schelp gebruikt. Het groter worden vindt bij geen van beide soorten regelmatig plaats: perioden van stilstand of zeer langzame groei onderbreken de normale groei. Deze onderbrekingen manifesteren zich in donkere lijnen dwars over de windingen verlopend. Deze dwarse tekening is te verdelen in duidelijke ringen en minder duidelijke. Eerstgenoemde zijn winterringen, laatstgenoemde zijn wellicht zomerringen of misschien de voortplantings-activiteiten begeleidende ringen, ik wil ze voortaan tussenringen noemen.

Dat de winterringen inderdaad aan het jaargetijde gebonden zijn blijkt uit het feit, dat wanneer een *Viviparus*-schelp besmet is met bloedzuiger-eieren deze steeds ingegroeid zitten in de sutuur vlak bij de winterringen; ingroeien vindt slechts plaats als de volgende winding langs de aanwezige verder groeit en daarop een ei ontmoet. Hieruit volgt dat dit deel van de winding is gegroeid ná het leggen van de eieren en vóór het afslijten er van. Daar de bloedzuigers hun eieren in de zomer leggen ontstond de ring in het najaar of in de winter, daar de eieren meestal duidelijk vóór de ring liggen. We mogen ze dus winterringen noemen te meer daar mij is gebleken dat er soms 's winters nieuwe bij gemaakt worden als de rust is onderbroken. De winterringen zijn te onderscheiden van de tussenringen doordat de drie spiraalsgewijs verlopende kleurbanden in het uit kalk opgebouwde schelpdeel niet over de winterringen doorlopen maar er iets vóór stoppen en er direct na weer beginnen,

terwijl de tussenringen niet vergezeld gaan van een "stop" van de kleurbanden. Dit houdt in dat de pigmentklieren hun activiteit bij een winterrust eerder staken dan de overige mantelklieren (fig. 1).

Dat de winterringen alleen in de winter zouden ontstaan is door vele auteurs bestreden en ontkend. De ringen die ik telde zijn volgens mij zeker winterringen daar ze:

1. Op regelmatige afstanden optreden.
2. Gekenmerkt zijn door de "stop" van de kleurbanden.
3. In de lente en de winter de mondopening begrenzen.
4. Steeds voorafgegaan worden door een tussenring.
5. Samengaan met ingegroeide eikapsels.

Soms zien we twee of meer ringen door de punten 2, 3 en 5 als winterringen gekenmerkt vlak op elkaar volgen, deze telde ik als één ring, en verkreeg dan dezelfde getallen als bij andere dieren van dezelfde hoogte. Het betrof hier waarschijnlijk exemplaren die de winterrust hadden onderbroken. Als voorbeeld mag ik hier noemen dat een monster genomen op 16 maart 1958 in het Nieuwe Diep bij Amsterdam, drie ringen bij de mondrand had; deze dieren hadden toen drie koude perioden door gemaakt.

Eén auteur die zeer afwijzend staat ten opzichte van winterringen is E. FRÖMMING (1956, blz. 265). Hij zegt hier: "Der erfahrene Biologe aber wird auf den ersten Blick auf sich nicht selten in Abständen von 1 bis 2 mm. trägenden Streifen erkennen dass es sich keineswegs um Jahresringe handeln kann, denn niemals vergrössert *Viviparus* das Gehäuse in einem Jahre nur um 1 bis 2 mm." Deze zinsnede vertolkt volgens mij het wantrouwen van vele biologen tegenover ouderdomsbepalingen met behulp van jaarringen.

Viviparus vergroot de schelp zeker meer dan 1 tot 2 mm per jaar in zijn eerste 6 of 7 levensjaren. Maar dat houdt nog niet in dat de ringen niet op afstanden van 1 tot 2 mm kunnen voorkomen, zoals uit het onderzoek bleek. Een ring is namelijk het manifest worden van een groeistagnatie op een bepaald tijdstip, afhankelijk van in- of uitwendige factoren. Inwendige zijn waarschijnlijk oorzaak van het tot stand komen van de tussenringen, deze kunnen we dus niet direct correleren met klimatologische omstandigheden afhankelijk van het seizoen. De uitwendige factor koude veroorzaakt het tot stand komen van een winterring en is dus als zodanig gebonden aan de winter. Dat impliceert nog niet dat één kalenderwinter één winterring oplevert. Koudere en warmere perioden kunnen elkaar afwisselen en dan ontstaan er meer dan één ring, die bij niet te oude dieren als afzonderlijke groepjes, elk groepje één winter vertegenwoordigend, te zien zijn.

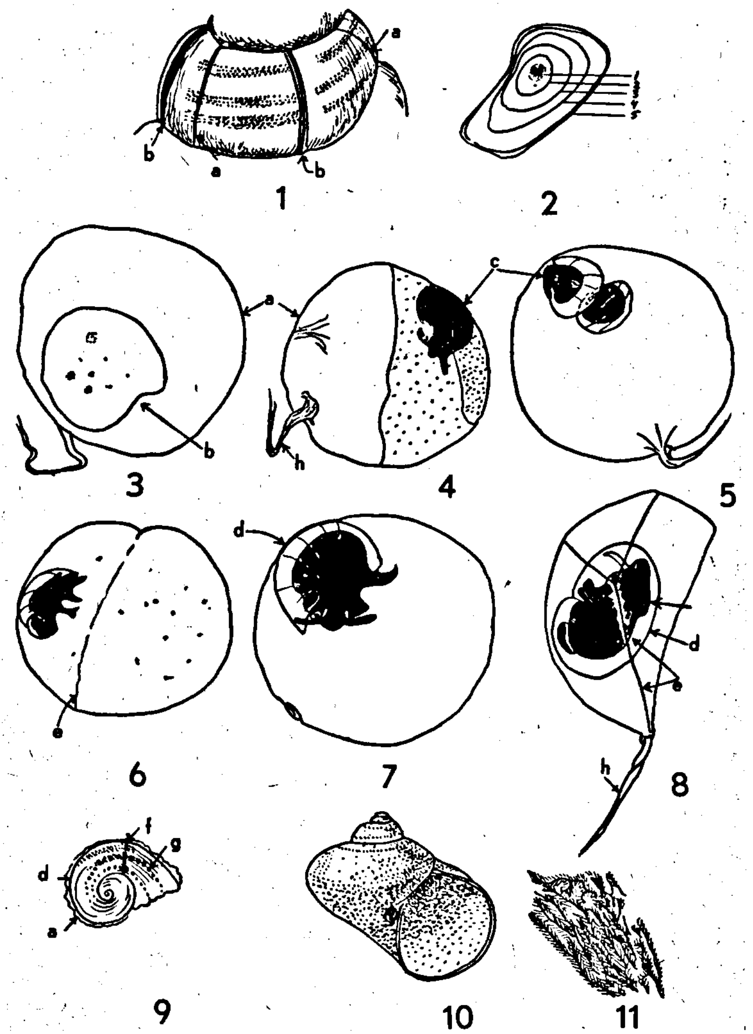


Fig. 1. *Viviparus viviparus,* schelp; a: tussenring, b: winterring.
Fig. 2. *Viviparus viviparus,* operculum met de concentrische winterringen.
Fig. 3—9. Ontwikkeling van een embryo van *Viviparus viviparus;* a: eikapsel, b: ei, c: embryo, d: schelp, e: indeuking door buureieren, f: operculum, g: reservevoedsel, h: funiculus.
Fig. 10. Volgroeid embryo van *Viviparus contectus.*
Fig. 11. Oppervlakte struktuur van het eikapsel.

Aan de hand van genoemde punten 1 tot 5 en deze beschouwing is het mogelijk geworden ouderdomsbepalingen te doen. Voorts vormt de correlatie van de grafiek 1a en 1b met grafiek 2a en 2b, zoals verder in dit stuk zal blijken, een sterk argument dat de door mij bepaalde ouderdom juist is.

Aan de hand van deze winterringen is dus theoretisch de ouderdom van een *Viviparus* schelp te bepalen. Echter zijn door slijtage of aangroei van andere organismen op de eerste of soms op alle windingen de ringen dikwijls niet of nauwelijks te herkennen. Ik heb daarom een andere methode gezocht om de begrenzing van de jaarlijkse groei te bepalen en meen die gevonden te hebben in de concentrische ringen op het operculum (fig. 2). Later zag ik in de literatuur dat HUBENDICK en KUBO & KONDO (geciteerd naar COMFORT, 1957) deze methode reeds eerder gebruikten. Mijn methode was als volgt: het kuiltje in het midden, het embryonale gedeelte dus zoals later zal blijken, stelt het eerste levensjaar voor, de daaromheen liggende duidelijke ringen zijn dan de winterringen.

Met behulp van deze twee indicaties: de dwarse ringen op de schelp en de concentrische op het operculum, is in de meeste gevallen de ouderdom der onderzochte dieren te bepalen. De grafieken 1a en 1b geven een beeld van de correlatie tussen de hoogte in mm nauwkeurig en het aantal winterringen.

Het volgende is hieruit af te lezen:

V. contectus heeft:

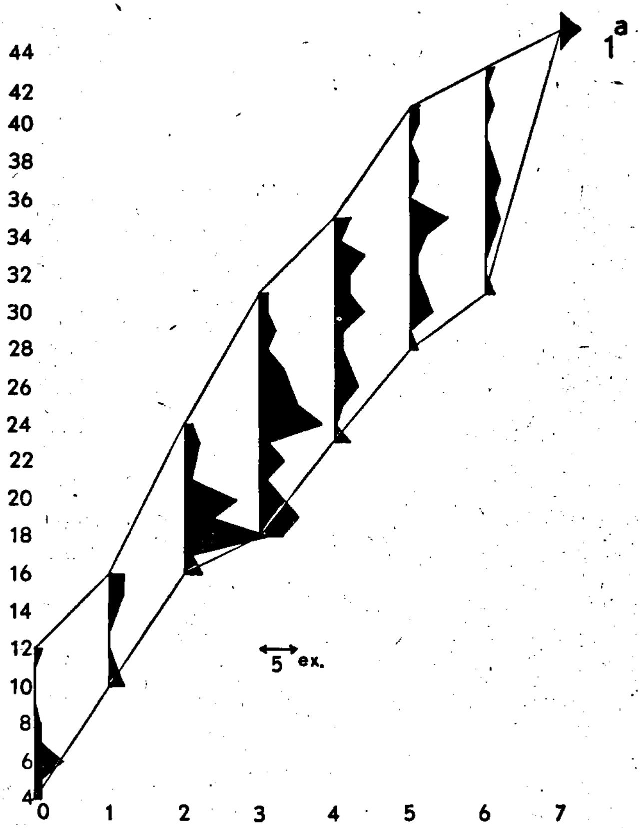
0	winterringen	bij	een	hoogte	van	4	tot	12	mm
1	„	„	„	„	„	10	„	16	„
2	„	„	„	„	„	16	„	24	„
3	„	„	„	„	„	18	„	31	„
4	„	„	„	„	„	23	„	35	„
5	„	„	„	„	„	28	„	41	„
6	„	„	„	„	„	31	„	43	„

V. viviparus heeft:

0	winterringen	bij	een	hoogte	van	4	tot	15	mm
1	„	„	„	„	„	8	„	19	„
2	„	„	„	„	„	15	„	24	„
3	„	„	„	„	„	18	„	29	„
4	„	„	„	„	„	23	„	35	„
5	„	„	„	„	„	28	„	40	„

De hoogten kunnen we nu echter corrigeren met behulp van de tussengevoegde grafieken (hoogte aangevend tegen het aantal exemplaren met hetzelfde aantal winterringen) en wel zo dat de toppen van deze grafieken meer midden tussen de max. en min. hoogten

in komen te liggen. We krijgen dan de volgende waarden voor:



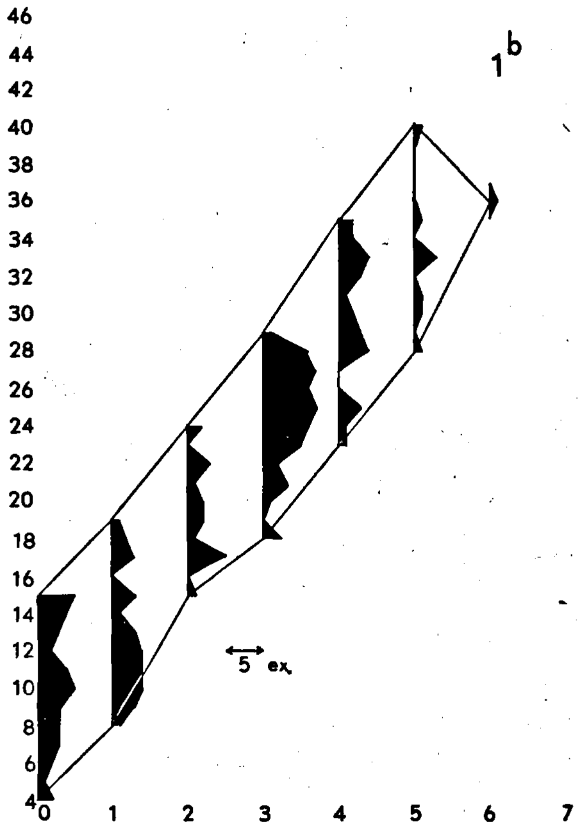
Grafiek 1a. *Viviparus contectus.* Betrekking tussen de hoogte in mm (y as) en het aantal winterringen (x as); de zwarte grafieken geven de hoogte tegen het aantal exemplaren (x as) (de maat is aangegeven met ⟷).

V. contectus, hoogte 4 tot 12 mm, 9 tot 17 mm, 13 tot 24 mm, 18 tot 30 mm, 23 tot 36 mm, 28 tot 41 mm, 33 tot 46 mm, bij resp. 0, 1, 2, 3, 4, 5 en 6 winterringen; en voor

V. viviparus, hoogte 4 tot 14 mm, 8 tot 19 mm, 13 tot 24 mm, 18 tot 29 mm, 23 tot 35 mm, 28 tot 40 mm, bij resp. 0, 1, 2, 3, 4 en 5 winterringen.

De eerste winterring is meestal moeilijk te onderscheiden. Hij ligt

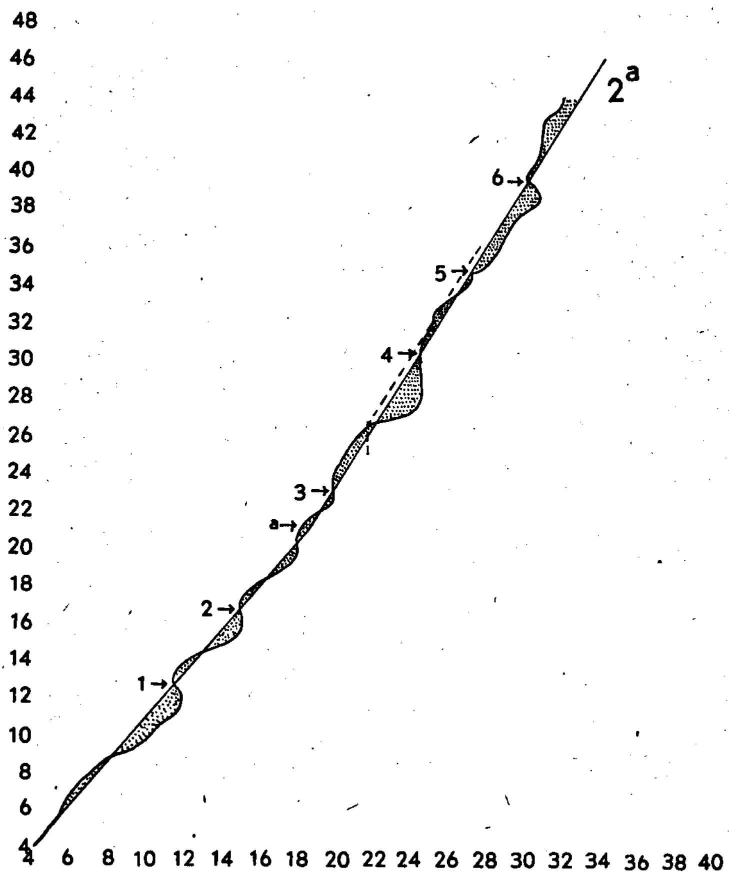
ongeveer op een afstand van drie windingen van de protoconch verwijderd.



Grafiek 1b. *Viviparus viviparus.* Als grafiek 1a.

In de grafiek 2a en 2b is de hoogte van de schelp (y as) uitgezet tegen de gemiddelde breedte (x as) tot in mm nauwkeurig. De gebroken lijn bestaat uit de meest logisch getrokken rechten tussen de uitgezette punten, De gebogen lijn is de vloeiende verbinding van die punten.

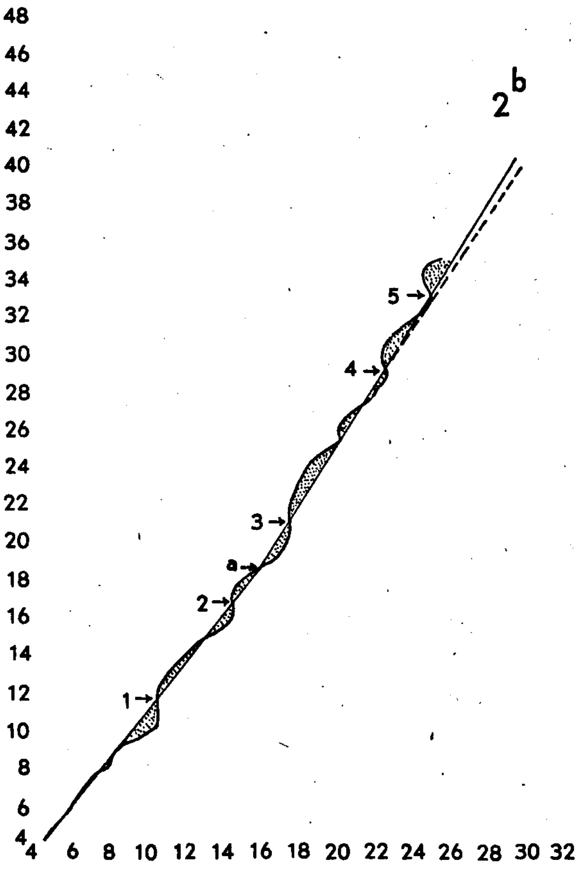
Het blijkt dat de lijn, die de punten de gemiddelde breedte bij een bepaalde hoogte aangevend verbindt, schommelt om de gebroken lijn. (Met hetzelfde resultaat hadden we natuurlijk de gemid-



Grafiek 2a. *Viviparus contectus.* Betrekking tussen de hoogte in mm (y as) en de gemiddelde breedte in mm (x as). De cijfers langs de grafiek geven het einde van het jaar aan; 2 geeft b.v. het einde van het tweede levensjaar aan.

delde hoogte uit kunnen zetten tegen de breedte.) Het eerste gedeelte van de gebroken lijn maakt een kleinere hoek met de x as dan het laatste.

Laatstgenoemde lijn loopt voor *V. contectus* van het punt x=4, y=4 via x=18,5, y=21 naar x=32, y=43 en voor *V. viviparus* van het punt x=4,5, y=4 via x=16, y=18,5 naar x=26,5, y=35.5. De grootste *V. contectus* door mij gevonden was x=37, y=50. De grootste *V. viviparus* was x=38, y=52.



Grafiek 2b. *Viviparus viviparus*. Als grafiek 2a.

We zien dat van beide soorten de allerjongste dieren nagenoeg gelijke hoogte en breedte hebben en dat bij oudere exemplaren langzaam een verschil ontstaat. De hoogte neemt n.l. sterker toe dan

de breedte, terwijl bij *V. contectus* de breedte nog sterker toeneemt dan bij *V. viviparus.*

Wanneer de dieren ouder worden zien we dat de maximum breedte van *V. viviparus* samenvalt met de gemiddelde van *V. contectus* en omgekeerd valt de minimum breedte dan van *V. contectus* samen met de gemiddelde van *V. viviparus.* Dit is in grafiek 2a en 2b aangegeven met een onderbroken lijn. Hieruit blijkt dat, althans uit het door mij onderzochte materiaal, er bij deze metingen wel degelijk soortverschillen te constateren zijn, en dat men dus niet bij alle *Viviparus*-soorten (ook bij niet Nederlandse) dezelfde verhouding hoogte-breedte mag verwachten, bij toenemende groei.

Bij *V. contectus* en bij *V. viviparus* schommelt de lijn dóór de punten met gemiddelde breedte om de ideëele gebroken lijn eerst naar links dan naar rechts. (Bij a in grafiek 2a is het aantal gemeten exemplaren te klein geweest nl. 2.)

Dit betekent dat eerst de breedte relatief kleiner is ten opzichte van de hoogte en dan groter. Het tweede, vierde, zesde, achtste en tiende kruisingspunt laat ieder een hoogte aflezen nagenoeg overeenkomend met de maximum hoogten uit de grafiek 1a en 1b. Hieruit volgt dat *Viviparus* in de lente meer in de hoogte en in de zomer meer in de breedte groeit, relatief gezien. Immers één totale schommeling eerst naar links dan naar rechts tot b.v. het tweede kruisingspunt ontstaat zoals uit genoemde grafiek bleek in één jaar. Deze variatie in de groei is aan de schelp ook duidelijk te zien; de spiraalrichting van de windingen is enigszins onregelmatig en lubt langs de peripherie vlak voor elke winterring iets naar buiten uit.

Daar de schommelingen nogal klein zijn is het mogelijk te twijfelen aan de waarde er van. Bovendien kan het voorkomen dat een grafiek als 2a en 2b naar aanleiding van andere monsters uitgezet, minder schommeling vertoont dan de bovengenoemde, omdat uit de grafiek 1a en 1b blijkt dat de hoogten van dieren met verschillende ouderdom elkaar kunnen overlappen. Getekende grafiek toont ons dus een aantal voor dit doel gunstige monsters. Gunstig omdat ze zo heterogeen waren wat betreft de tijd van verzamelen, de plaats van verzamelen en de ouderdom van de dieren. De schommelingen houd ik voor bestaand, temeer omdat de oorzaak aan de schelp te zien is.

Resumerende mag men dus zeggen dat:

1. *V. contectus* sneller groeit in de hoogte en in de breedte dan *V. viviparus.*

2. Bij *V. viviparus* de verhouding hoogte-breedte anders is dan bij *V. contectus.*

3. Beide soorten dezelfde verhouding hoogte-breedte hebben bij x=10, y=11.

4. *V. contectus* vaak 7 jaar wordt en soms ouder (10 jaar).

5. *V. viviparus* vaak 6 jaar wordt en soms ouder (11 jaar).

6. *Viviparus* meer in de hoogte groeit in de lente en meer in de breedte tijdens de zomer.

7. De knik in de gebroken lijn (grafiek 2a en 2b bij a) vermoedelijk het punt is dat de gemiddelde hoogte en breedte aangeeft waarop de dieren geslachtsrijp worden.

Dit laatste is niet bewezen maar wel aannemelijk.

De knik ligt voor *V. contectus* bij y=21 mm en de kleinste hoogte van een geslachtsrijp ♀ was 20 mm. De knik ligt voor *V. viviparus* bij y=18,5 mm en de kleinste hoogte van een geslachtsrijp ♀ was hier 19 mm. Geslachtsrijpheid werd bepaald door na te gaan of de dieren eieren bij zich droegen. Vreemd mag misschien lijken dat *V. contectus* al bij een hoogte van 15 mm geslachtsdimorfie optreedt; dit wordt wel veroorzaakt door inwendige factoren maar dit impliceert nog niet dat het dier tot voortplanting in staat is. Bij *V. viviparus* heb ik hierover geen waarnemingen kunnen doen.

In de verhouding hoogte-breedte was geen verschil te vinden tussen de geslachten bij *Viviparus*. Wel bleek dat de ♂♂ kleiner waren dan de ♀♀ en voor *V. contectus* als volgt:

7 ♀♀: hoogte 30 mm of meer; 0 ♂♂: hoogte 30 mm of meer;
8 ♀♀: hoogte 20 mm of meer; 15 ♂♂: hoogte 20 mm of meer;
3 ♀♀: hoogte 10 mm of meer; 4 ♂♂: hoogte 10 mm of meer;

en voor *V. viviparus* als volgt:

14 ♀♀: hoogte 30 mm of meer; 4 ♂♂: hoogte 30 mm of meer;
15 ♀♀: hoogte 20 mm of meer; 44 ♂♂: hoogte 20 mm of meer;
4 ♀♀: hoogte 10 mm of meer; 2 ♂♂: hoogte 10 mm of meer.

Deze verschillen kunnen het gevolg zijn van de groeisnelheid of van de ouderdom. Volgens mijn waarnemingen is de bereikte ouderdom bij de ♂♂ kleiner dan bij de ♀♀, d.w.z. dat bij gelijke afmetingen het gemiddeld aantal winterringen bij de eerste een half lager ligt dan bij de laatste. Dat het aantal ♂♂ van 20 mm of groter bij beide soorten zo groot is, ligt aan het feit dat het totaal aantal ♂♂ (alle leeftijden) tamelijk veel hoger was dan het totaal aantal ♀♀, en niet aan het feit dat de ♂♂ wel ouder maar niet groter worden. Een verklaring voor het overheersen van het aantal ♂♂ kan ik niet geven. Misschien is het een natuurlijk verschijnsel (absoluut overschot van mannelijke individuën), misschien zou het daaraan toe te schrijven zijn dat de ♂♂ meer geëxponeerd leven of bewegelijker zijn dan de ♀♀ en daardoor gemakkelijker verzameld werden.

Een klein onderzoek naar de ontwikkeling van de embryonen en de eieren vóór de geboorte heeft nog de volgende resultaten opgeleverd.

In de broedruimte hebben de jongste stadia de vorm van een plat schijfje soms ingedeukt door buureieren. Hun grootste diameter is gemiddeld 3,5 mm. De embryonen ontwikkelen zich zoals in de figuren 3 t/m 9 is weergegeven. Het voldragen embryo is ongeveer 4 mm breed, bij *V. viviparus* is soms de breedte groter dan de hoogte en bij *V. contectus* is soms de hoogte voor de geboorte wat meer toegenomen dan de breedte.

Het grootste aantal embryonen was bij *V. contectus* 55 (volgroeide en onvolgroeide samen); dit getal is voor *V. viviparus* 65. De embryonen van *V. contectus* zijn hoog gewonden en hebben dus een spitsje, terwijl de embryonen van *V. viviparus* plat gewonden zijn. Ten gevolge hiervan is het verschilkenmerk tussen de beide soorten, al of niet scherpe punt, reeds bij de geboorte aanwezig. Merkwaardig is echter dat de embryonale windingen zo goed bewaard blijven (fig. 10), al zijn ze soms erg begroeid. Erg versleten heb ik ze nooit aangetroffen.

In een kweekproef gelukte het mij uit een kort te voren overleden wijfje de jongen tevoorschijn te halen en op te kweken; hierbij bleken ook zeer kleine exemplaren, kleiner dan boven genoemde volgroeide embryonen levensvatbaar. Na het doorknippen van de eikapsels ademden ze normaal en zochten voedsel.

Het in figuur 9 getekende embryo heeft nog een zekere hoeveelheid reservevoedsel bij zich dat bij een normale geboorte echter verdwenen is.

Het operculum is bij de geboorte komvormig, in tegenstelling tot de plat uitgegroeide opercula van de oudere dieren.

Tussen de normale eieren vond ik soms een aantal onvolgroeide eieren die in gefixeerde toestand sterker bruin waren gekleurd dan de andere eieren. Of dit werkelijk eieren of voedseleieren zijn en waarom ze in het eerste geval niet normaal ontwikkelden kan ik op het ogenblik niet verklaren.

LITERATUUR

COMFORT, A., 1957. The duration of life in Molluscs. Proc. Malac. Soc. London, vol. 32, pp. 219—241.

FRÖMMING, E., 1956. Biologie der Mitteleuropäischen Süsswasserschnecken, Berlin.

GOODRICH, C., 1942. Observation upon a Florida form of *Viviparus*. The Nautilus, vol. 55, pp. 115—118.

WARD, H. B. & WHIPPLE, G. Ch., 1918. Fresh water biology, New York.

WATSON, H., 1955. The names of the two common species of *Viviparus*. Proc. Malac. Soc. London, vol. 31, pp. 163—172.

GROWTH AND AGE IN TWO SPECIES OF VIVIPARUS, SUMMARY

Viviparus contectus (Millet, 1813) is the species with the pointed apex. The aperture is somewhat pointed toward the apex, the whorls are convex and the umbilicus is clearly visible. *Viviparus viviparus* (L., 1758), the other Dutch species, lacks the above mentioned characters, or they are less distinct.

Only animals collected in the Netherlands were used.

Dark transversal rings on the whorls indicate where growth has stopped for some time. It has been possible to divide these rings into two groups, viz. the darker (winter rings) and the thinner, lighter ones (intermediate rings). That the winter rings are actually formed in winter is shown by the egg-capsules of a leech, deposited in the suture. The winter rings are noted by the following facts:

1. The enclosed egg-capsules of a leech.
2. The regular distance between them.
3. In winter and spring they coincide with the aperture.
4. The three colour-bands stop just a little distance before them.
5. They are always preceded by an intermediate ring.

N.B., not each winter is marked by a single winter ring. Many times we can see two or more rings close together. In these cases the wintering period has been interrupted by one or more periods of feeding and movement.

In my opinion the presence of more winter rings in one winter and of the intermediate rings, has made authors hesitate to calculate the age of molluscs by winter rings. However, I have calculated the groups of winter rings of one winter as representing one winter. Also the concentrical rings on the operculum may be used for age determination. With the calculated height, width and the number of winter rings it is possible to calculate the minimum and maximum height of the shells of one age group (graphs 1a & 1b).

The graphs 2a & 2b represent the relation between the average width and the height. An ideal broken line is drawn between the points of the average width and a definite height and a curve exactly through the same points.

In these graphs we find a break, possibly indicating the moment at which the animals became sexually mature.

With the aid of the graphs and observations we can draw the following conclusions:

1. *V. contectus* grows faster in both height and width than *V. viviparus*.

2. The relation height-width differs between the two species.

3. However, both species may show the same ratio in their second year but not in the following.

4. Winter rings and intermediate rings are discernable in both species.

5. *V. contectus* reaches generally an age of 7 years, sometimes more (10 years).

6. *V. viviparus* reaches generally an age of 6 years, sometimes more (11 years).

7. In both species growth in height exceeds growth in width in spring; in summer the width increases more rapidly.

8. The relation height-width changes when the animals become sexually mature.

9. Differences in the relation height-width have not been found between the ♀♀ and the ♂♂.

10. The ♀♀ live about half a year longer than the ♂♂.

11. The maximum number of embryos for *V. contectus* is 55 and for *V. viviparus* 65.

12. At birth the operculum is bowl-shaped in both species.

13. The embryos of *V. contectus* have a sharply pointed spire. Those of *V. viviparus* are flatly coiled.

14. Occasionally abnormal eggs are found between the normal ones.

EXPLANATION OF THE FIGURES AND GRAPHS

Fig. 1. *Viviparus viviparus*, shell; a: intermediate ring, b: winter ring. — Fig. 2. *Viviparus viviparus*, operculum with the concentrical winter rings. — Fig. 3—9. Development of an embryo of *Viviparus viviparus*; a: egg-capsule, b: egg, c: embryo, d: shell, e: surfaces impressed by neighbouring egg-capsules, f: operculum, g: store of nourishment, h: funiculus.

Graph 1a. *Viviparus contectus*. Relation between the shell height in mm (y axis) and the calculated number of winter rings (x axis); the black graphs show the height of the shell and the number of examined animals (x axis) (this number is given by ⟷). — Graph 1b. The same for *Viviparus viviparus*. — Graph 2a. *Viviparus contectus*. Relation between the shell height in mm (y axis) and the average width in mm (x axis). The numbers in the graph indicate the end of a year, e.g. 2 indicates the end of the second year. — Graph 2b. The same for *Viviparus viviparus*.